УДК 576.895.121:591.4

O СТРОЕНИИ СКОЛЕКСА ЦЕСТОДЫ NEMATOPARATAENIA SOUTHWELLI (CESTODA, CYCLOPHYLLIDEA)

А. К. Галкин

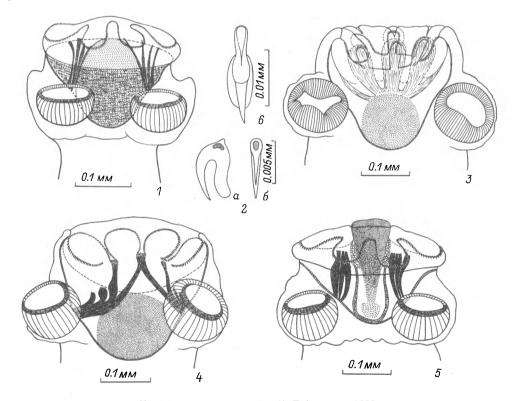
Описано строение сколекса аберрантной цестоды Nematoparataenia southwelli Fuhrmann, 1933 от лебедя-шипуна по материалу с Куршской косы Балтийского моря. Обсуждается видовой состав рода Nematoparataenia Maplestone, Southwell, 1922 и его положение в системе отряда циклофиллидей.

Цестоды рода Nematoparataenia Maplestone et Southwell, 1922 паразитируют в кишечнике лебедей (Cygnus). По своему строению они весьма аберрантны. Тело червей лишено внешней сегментации, половые протоки отсутствуют, половые железы фолликулярны (Yamaguti, 1959). Своеобразен и сколекс представителей этого рода, но его описания в литературе (Maplestone, Southwell, 1922; Fuhrmann, 1937; Матевосян, Окороков, 1959) неполны и противоречивы. Материал из коллекции цестод Зоологического института АН СССР (препараты № 1583—1584) позволил подробнее изучить строение сколекса Nematoparataenia southwelli Fuhrmann, 1933. Черви собраны сотрудниками института М. Н. Дубининой и В. А. Йыгис 2.10.1957 при паразитологическом обследовании двух лебедей-шипунов (Cygnus olor) на Куршской косе Балтийского моря (пос. Рыбачий Калининградской обл.). У взрослой птицы обнаружен 1 экз. паразита, у первогодка — 72 экз.; локализация — средняя часть тонкого кишечника. Тотальные препараты червей, окрашенные квасцовым кармином, исследованы при помощи микроскопа Amplival, на увеличениях до $20^{\times} \times 100^{\times}$. Рисунки сделаны с использованием рисовального аппарата РА-1. Изучение мускулатуры сколекса дополнительно проводилось под микроскопом МБИ-15 с поляризационным устройством.

Длина не вполне зрелых червей 3—5 мм. Сколекс отчетливо обособлен от тела, поперечно вытянутый. Наибольшая ширина сколекса 0.365—0.445 мм. В его проксимальной части расположены 4 сильномускулистые глубокие присоски диаметром 0.115—0.150 мм, в состоянии покоя обращенные отверстиями вперед. Хоботок, характерный для сколексов большинства циклофиллидей, отсутствует. Вместо него имеется сложно устроенный железисто-мышечный апикальный орган, внешний вид поверхности которого определяется степенью расслабления мускулатуры. Основание этого органа бокаловидное, глубиной 0.150—0.175 мм, может немного заходить за задний край присосок. Мощная мышечная стенка бокала состоит из продольных и кольцевых волокон. Центральную часть его объема занимает мешковидная структура, очевидно, железистого характера. Она имеет собственную стенку, разомкнутую на переднем полюсе. Заполняющая ее клеточная масса интенсивно окрашивается кармином. Теменная область апикального органа в расслабленном состоянии имеет форму плоского купола диаметром 0.290—0.350 и высотой 0.140—0.160 мм (см. рису-

нок, 1). Свод купола образован 8 мускулистыми лопастями, вооруженными по краю многочисленными крючочками, которые располагаются в 1 ряд, образуя 8-лепестковую розетку. Длина отдельного лепестка 0.090—0.110, наибольшая ширина 0.055—0.065 мм; в каждом лепестке около 100 крючьев. Крючья молоткообразные, с относительно длинным лезвием; их общая длина 0.006—0.007 мм (см. рисунок, 2). Вооруженные крючьями лопасти апикального органа могут частично втягиваться вглубь. При этом теменная область сколекса приобретает форму 8-шупальцевой воронки, а розетка крючьев принимает вид 8-зубцовой короны (см. рисунок, 3). Втягивание лопастей осуществляется действием 4 групп мышц, каждая из которых крепится к сегменту стенки основания апикального органа, граничащему с одной из присосок. Отдельная группа состоит из 8 попарно сближенных мышечных пучков (обычно их число представляется равным 4), которые входят в теменную область: с основанием любой из лопастей связаны мышечные пучки двух разных групп (см. рисунок, 4). Присоски имеют собственные ретракторы.

Многочисленные тяжи продольной мускулатуры, окружающие область, в которой развиваются половые железы, собираются в переднем отделе тела червя и входят в основание сколекса. Мускулатура области присосок и апикального органа, очевидно, функционирует согласованно. При развороте присосок для захвата ими стенки кишечника хозяина сокращаются продольные мышцы апикального органа, и его теменная поверхность также становится присосковидной.



Nematoparataenia southwelli Fuhrmann, 1933.

I— сколекс в расслабленном состоянии; общий вид; 2— крючья апикального органа (a— вид сбоку, b— вид спереди); b— сколекс со втянутым апикальным органом; общий вид; b— втягивание апикального органа; показан ход ретракторов (схематизировано); b— сколекс с конусовидным расположением железистой массы апикального органа; b— b0 сгапотаепіа coronula (Dujardin, 1845). Крючок хоботка, вид спереди (коронулоидный тип крючьев).

В единственном случае удалось наблюдать, что клеточная масса, заполняющая железистую структуру апикального органа, вступает в контакт с внешней средой (см. рисунок, 5). При этом она как бы «выдавливается» из своего мешковидного вместилища и принимает вид столбчатого конуса длиной 0.210 мм и наибольшим диаметром в апикальной части 0.090 мм.

Кроме половозрелых червей, в сборах имеется 3 молодых экземпляра длиной 1—1.5 мм, отличающихся меньшими размерами сколекса. Ширина сколекса у них составляет 0.310—0.325 мм, диаметр апикального органа 0.260—0.280 мм, глубина его основания 0.100 мм, диаметр присосок 0.100—0.115 мм. Характер вооружения сколекса соответствует таковому половозрелых паразитов. По-видимому, мягкие ткани сколекса способны к некоторому росту по мере роста и созревания самих червей.

Необычное строение фиксаторного аппарата было отмечено уже при описании первого, одновременно ставшего типовым, вида рода $N.\ paradoxa$ от австралийского черного лебедя $Cygnus\ atrata$ (Maplestone, Southwell, 1922). Авторы указали, что передняя часть сколекса имеет вид широкой чашеобразной полости глубиной около $0.400\ \text{мм}$ (в подписи под рисунком она названа «ротовой полостью»), несущей по краю $12\ \text{уплощенных}$ щупальцевидных отростков размером $0.120 \times 0.040\ \text{мм}$. Эти отростки-щупальца густо усажены по краям крючочками длиной всего $0.002\ \text{мм}$. Наличие пальцевидных отростков на сколексе было включено в диагноз рода. Отмечено их сходство со щупальцами $Polypocephalus\ (=Parataenia)\ \text{medusia}\ (\text{отряд}\ \text{Tetraphyllidea})$.

В Европе представителей рода Nematoparataenia впервые обнаружил Фурман (Fuhrmann, 1933, 1937), описавший от лебедя-шипуна Швеции новый вид N. southwelli. Материалы этого исследователя легли в основу дальнейших суждений о роде. Фурман усмотрел у червей хоботок в виде перевернутого конуса, «очень мускулистый и очень железистый». У всех изученных экземпляров хоботок оказался «полностью вытянутым»: на рисунках вершина сколекса показана куполовидной. Хоботковые крючья по форме сравниваются с крючьями некоторых Hymenolepis, по расположению — с Ophryocotyle. В «полости хоботка» отмечены пучки мышечных волокон, между которыми расположена ярко окрашивающаяся центральная железистая масса. В целом автор предполагает наличие не менее трех типов желез хоботка. Получив от Соутвелла австралийский материал, Фурман (Fuhrmann, 1937) обнаружил у этих червей хоботок во втянутом состоянии. Существование щупалец на сколексе он отрицает и соответственно изменяет диагноз рода.

Систематическое положение рода остается неопределенным. В свое время для него было создано отдельное семейство (Poche, 1925) и даже отряд (Fuhrmann, 1937). Позднее появилась тенденция помещать его в одно из существующих семейств циклофиллидей. Так, используя данные Фурмана, Гинецинская (1944) осторожно указывает, что сколекс Nematoparataenia «приближается по строению к сколексам представителей сем. Ophryocotylinae», к которому и считает возможным отнести оба известных к тому времени вида рода.

Казалось бы, накопившиеся противоречия и априорные предположения должны привлечь особое внимание к строению фиксаторного аппарата Nematoparataenia. Однако последующие регистрации и описания представителей рода не содержат новых анатомических сведений, а его видовой состав нуждается в ревизии.

На сопредельных со Швецией территориях *N. southwelli* обнаружен в Литве (Вольскис, Пилипавичуте, 1972) и Польше (Czaplinski, 1975). Несомненным его синонимом является *N. brabantiae* Cotteleer, Schyns, 1961 от лебедя-шипуна Бельгии. Дифференциальный диагноз вида авторы (Cotteleer, Schyns, 1961) не приводят и выделяют его фактически на основании единственного признака — длины червя (4—6 против 1.6—2.5 мм у *N. southwelli*). Однако, во-первых, Фурман (Fuhrmann, 1937) оговаривает наибольший размер *N. southwelli*—

3.5 мм, во-вторых, он пишет о гибели птицы от глистной гиперинвазии. Поскольку известно, что с повышением экстенсивности заражения нередко уменьшаются размеры самих гельминтов (Павловский, Гнездилов, 1953; Malviya, Dutt, 1971), приводимое линейное различие не может служить систематическим признаком. Морфологические черты N. brabantiae или полностью совпадают с N. southwelli (диаметр сколекса и присосок, характер расположения крючьев, длина крючка), или достаточно близки (общее число крючьев: 640—720 и «около тысячи»).

Еще один вид рода, N. skrjabini, описан от лебедя-шипуна из Челябинской обл. (Матевосян, Окороков, 1959). К сожалению, приводимое авторами изображение сколекса настолько условно (рисунок крючка даже не сопровожден масштабной линейкой), а описание так поверхностно, что указываемые в качестве видовых признаки нельзя считать достоверными. Основная морфологическая особенность N. skrjabini — наличие 10 извивов в короне крючьев должным образом не документирована, контуры хоботка на рисунке не изображены, неясно, что понимается под длиной сколекса, размер крючка указан «на глаз» — около 0.004 мм и т. д. Неудивительно, что при сборе материала в соседней с Челябинской Кустанайской обл. обнаружилось «расхождение с первоописанием» (Максимова, 1963). У кустанайских червей «хоботок образует 8 глубоких и 2 слабо заметных извилины» (так в тексте: хоботок, а не линия хоботковых крючьев), однако никаких промеров, позволяющих сравнить глубину извилин, не приводится. Длина крючьев в материале Максимовой (1963) 0.0056—0.006 мм: это соответствует крючьям N. southwelli. Число хоботковых крючьев по Максимовой (1963) и Фурману (Fuhrmann, 1973) также сходно порядка 1000; размеры яиц червей из Казахстана несколько крупнее, чем из Швеции (соответственно 0.025 × 0.022 и 0.022 × 0.016 мм). Таким образом, вид N. skrjabini Mathevossian et Okorokov, 1959 представляется синонимом N. southwelli. «Лишнюю» пару извивов крючьев, очевидно, следует признать ошибкой в подсчете: перегиб фестона крючьев на придавленном сколексе мог быть принят за дополнительный извив.

Матевосян и Окороков (1959) приводят собственный диагноз рода Nematoparataenia и обсуждают его систематическое положение. Диагноз лишний раз подтверждает недостаточность исследования авторами материала. Если Фурман (Fuhrmann, 1937) описывает хоботок конусовидным или грушевидным, а в диагнозе рода подчеркивает железистый характер органа, то в новом диагнозе железы вообще не упомянуты, а сам хоботок назван «круглым». Выхолостив диагноз, авторы переводят род в сем. Hymenolepididae, но их аргументация не выдерживает критики. Так, голословное утверждение о том, что «среди гименолепидид нередко можно найти представителей с мощным хоботком» опровергает сводка Скрябина и Матевосян (1945): в семействе не отмечено форм, у которых диаметр хоботка превосходил бы в 2—3 раза диаметр присосок, как это наблюдается у Nematoparataenia. Отнесение крючьев Nematoparataenia к коронулоидному или аплопараксоидному типу также неверно. Типы морфологических модификаций крючьев гименолепидид (Скрябин, Матевосян, 1945) не учитывают их объемную структуру. Хоботковые крючья цестод, совпадающие «в профиль», могут быть резко различными «в фас». У аплопараксоидных крючьев при взгляде на них в фас свободный конец отростка округло расширен (Спасская, 1966, рис. 42—2), у коронулоидных — расширена средняя часть отростка (см. рисунок, 6), в то время как лезвие и отросток крючьев Nematoparataenia равномерно суживаются к концу (см. рисунок, 2, б). Строение крючьев этого рода соответствует ершовиоидной вариации давеноидного типа (по: Мовсесян, 1977). Итак, ни по общей организации сколекса, ни по отдельным его особенностям род Nematoparataenia не вписывается в сем. Hymenolepididae.

Гинецинская (1944), сравнивая общий облик сколексов Nematoparataenia и Ophryocotyle по рисункам Фурмана (Fuhrmann, 1909, 1937), отметила, что

они «напоминают» друг друга. Спасский (1962) указывает уже на их «далеко идущее сходство», однако это заключение не опирается ни на оригинальное исследование материала, ни на новое обсуждение литературы. Сравнительноморфологический анализ затруднен отсутствием полноценного описания сколекса Ophryocotyle.

Ряд старых авторов утверждает, что сколекс рода Ophryocotyle лишен хоботка, но снабжен особым органом, характеризующимся многочисленными складками или выростами (Lönnberg, 1891; Blanchard, 1891). Представление о типичном давеноидном (присосковидном) хоботке Ophryocotyle восходит к Фурману (Fuhrmann, 1909). Последующие исследователи, находясь под воздействием его авторитета, пытались согласовать это представление с собственными наблюдениями. Так, Жуаё и Бер (Joyeux, Baer, 1936) отмечают, что при «нерегулярном» сокращении мускулатуры хоботок внешне подразделяется на многочисленные лопасти. Можно найти указания, что крючья хоботка расположены как бы на мускулистых лопастях, причем число фестонов постоянно и равно 10 или 14 для разных видов рода (Burt, 1962). Некоторые специалисты характеризуют хоботок как широкую теменную присоску с сильномускулистой стенкой и гребенчатым краем (Linton, 1927) или описывают хоботок чашевидным, способным частично втягиваться (Webster, 1949). Наконец, во многих работах хоботок упомянут в самой общей форме: «развит сильно» (Мовсесян, 1977), «дисковидный» (Спасский, Корнюшин, 1977). В отечественной сводке по давенеатам (Артюх, 1966) представление о сколексе Ophryocotyle затуманено еще и недоброкачественным переводом родового диагноза Ямагути. Перевод гласит: «Офриокотилины с хоботком простого строения, но очень широким, вооруженным очень большим числом крючков» (Артюх, 1966, с. 376), в оригинале же сказано: «Офриокотилины: Хоботок необычно широк, с двумя волнистыми кольцами очень многочисленных молоткообразных крючьев» (Yamaguti, 1959, с. 226). Перевод Артюха породил беспредметную «полемику с Ямагути» (Мовсесян, 1977).

Противоречия в описаниях и рисунках сколексов *Ophryocotyle*, на наш взгляд, легко разрешимы, если признать наличие у этого рода вместо хоботка своеобразного апикального органа, который способен втягиваться, значительно меняя при этом свою конфигурацию. Морфология этого органа требует специального изучения; наиболее адекватную характеристику его, очевидно, дает Бланшар (Blanchard, 1891).

Предварительное сравнение расслабленного сколекса Nematoparataenia southwelli с рисунками сколексов представителей рода Ophryocotyle позволяет большое внешнее сходство рассматриваемого вида с O. prudhoei Burt, 1962 — паразита кулика-веретенника Limosa lapponica (Артюх, 1966, рис. 286а). В случае со сколексом O. zeylanica (Linstow, 1906) можно говорить и о функциональной близости. Сколекс этой цестоды, описанной от цейлонской птицыносорога Tockus gingalensis, изображен как в расслабленном виде, так и со втянутыми вглубь лопастями апикального органа, что придает его теменной области форму кратера (Артюх, 1966, рис. 287). Соответствующие состояния показаны нами и для сколекса N. southwelli.

Кроме рода *Ophryocotyle*, в подотряде Davaineata многолопастной апикальный орган, вооруженный по краю лопастей крючьями, характерен для рода *Calostaurus* Sandars, 1957, паразитирующего у австралийских сумчатых: об этом легко судить по рисункам автора рода (Sandars, 1957). Розетковидное расположение крючьев сколекса, также, возможно, свидетельствующее о наличии особого апикального органа, а не хоботка, описано для *Raillietina* (*Paroniella*) *rhynchota* Ransom, 1909 — паразита североамериканских дятлов и для представителей рода *Chapmania* Monticelli, 1893.

Все вышеперечисленные давенеаты характеризуются двухрядным расположением крючьев сколекса, а их присоски (за исключением рода *Chapmania*)

вооружены. Род Nematoparataenia обладает одинарной короной крючьев и невооруженными присосками. Важные отличия в вооружении сколекса, не говоря уже об аберрантной половой системе, не позволяют относить этот род ни к одному из существующих семейств давенеат. В то же время, учитывая принципиальное сходство как в общем характере, так и в деталях (строение крючьев) прикрепительного аппарата Nematoparataenia и некоторых давэнеат, отмеченное еще Фурманом (Fuhrmann, 1933) и Гинецинской (1944), считаем возможным числить его в составе подотряда Davaineata на правах самостоятельного сем. Nematoparataeniidae Poche, 1925. Мнение о принадлежности рода к ветви гименолепидидных цестод (надсем. Hymenolepidoidea), восходящее к Матевосян и Окорокову (1959) и разделяемое Спасским (1979), представляется необоснованным.

Литература

- Артюх (Артюхов) Е.С. Давэнеаты ленточные гельминты диких и домашних животных. —
- В кн.: Основы цестодологии. Т. 6. М., Наука, 1966. 512 с.
 Вольскис Г. И., Пилипавичюте Я. С. Цестоды лебедей-шипунов (Cygnus olor Gmel.) в Литовской ССР. Проблемы паразитологии. Тр. 7-й научн. конф. паразитологов УССР. Ч. 1. Киев, Наукова думка, 1972, с. 156—157.
- Гинецинская Т. А. Явление неотении у Cestodes. Зоол. журн., 1944, т. 23, вып. 1, с. 35—42. Максимова А. П. Цестоды диких водоплавающих птиц Тургайских озер. Тр. ин-та зоологии
- АН КазССР, 1963, т. 19, с. 101—116.
 Матевосян Е. М., Окороков В. И. К изучению неотенических форм цестод водоплавающих птиц СССР. Тр. ВИГИС, 1959, т. 6, с. 121—130.
 Мовсесян С. О. Цестоды фауны СССР и сопредельных территорий (Давэнеаты). М., Наука,
- 1977. 272 с. Павловский Е. Н., Гнездилов В. Г. Внутривидовые и межвидовые отношения среди
- компонентов паразитоценоза кишечника хозяина. Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 2, c. 165—174.
- Скрябин К. И., Матевосян Е. М. Ленточные гельминты гименолепидиды домашних
- и охотничье-промысловых птиц. М., Сельхозгиз, 1945. 488 с.
 С пасская Л. П. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М., Наука, 1966. 698 с.
 С пасский А. А. Об отсутствии неотенических форм среди циклофиллидных цестод (Cestoda, Cyclophyllidea). Тр. ГЕЛАН, 1962, т. 12, с. 166—171.
- С пасский А. А. О положении семейств Nippotaeniidae и Nematoparataeniidae в системе цестод. Матер. научн. конф. ВОГ, вып. 31. М., 1979, с. 128—133. С пасский А. А., Корню шин В. В. Ревизия семейства Ophryocotylidae (Cestoda, Davaineoi-
- dea). Вест. зоол., 1977, № 5, с. 34—42.
- Blanchard R. Notices helminthologiques. Mem. soc. zool. France, 1891, t. 4, p. 420—489.
- Blanchard R. Notices helminthologiques. Mem. soc. zool. France, 1891, t. 4, p. 420—489.
 Burt M. D. B. A contribution to the knowledge of the cestode genus Ophryocotyle Friis, 1870. J. Linn. soc. London, 1962, vol. 44, N 301, p. 645—668.
 Cotteleer C., Schyns P. A propos d'une nouvelle espece de Nematoparataenia (Nematoparataenia brabantiae n. sp.) du cygne, decrite pour la premiere fois en Belgique. Annales parasitol. hum. comp., 1961, t. 36, N 1—2, p. 44—49.
 Czaplinsky B. Hymenolepididae parasitizing wild mute swans Cygnus olor (Gm.) of different age in Poland. Acta parasitol. polon., 1975, vol. 23, p. 305—327.
 Fuhrmann O. Neue Davaineiden. Zbl. Bakteriol., Parasitenk., Infektionskr. Abt. 1. 1909, Bd 49, Hf. 1, S. 94—124.
 Fuhrmann O. Un Cestode aberrant Bull soc. Neuchateloise sc. nat. 1933, t. 58, p. 107—

- Fuhrmann O. Un Cestode aberrant. Bull. soc. Neuchateloise sc. nat., 1933, t. 58, p. 107—

- 120.
 Fuhrmann O. Un Cestode extraordinaire, «Nematoparataenia southwelli» Fuhrmann. Compt. Rendus 12-th Congr. Intern. zool. Lisbonne, 1937, vol. 8, p. 1517—1532.
 Joyeux C., Baer J. G. Faune de France. 30. Cestodes. Paris, 1936. 614 p.
 Linton E. Notes on cestode parasites of birds. Proc. U. S. Nat. Mus., 1927, vol. 70, N 1, p. 1—73.
 Lönnberg F. Helminthologische Beobachtungen von der Westküste Norwegens. I. Cestoden. Bihang k. Svenska vet.-akad. Handlingar, 1891, Bd 16, Afd. 4, N 5, S. 1—47.
 Malviya H. C., Dutt S. C. Morphology and life history of Raillietina (Raillietina) singhin. sp. (Cestoda, Davaineidae). Indian J. Helminthol., 1971, vol. 23, N 1, p. 1—10.
 Maplestone P. A., South well T. Notes on Australian cestodes. V. Three cestodes from the black swan. Ann. trop. med. parasitol., 1922, vol. 16, N 2, p. 189—198.
 Poche F. Das System der Platodaria. Arch. Naturgesch., Abt. A. 1925, Bd 91, Hf. 2—3, S. 1—458.
 Sandars D. F. Redescription of some cestodes from marsupials. II. Davaineidae, Hymenolepididae

- S a n d a r s D. F. Redescription of some cestodes from marsupials. II. Davaineidae, Hymenolepididae and Anoplocephalidae. — Ann. trop. med. parasitol., 1957, vol. 51, N 3, p. 330-339.

Webster J. D. Records of Ophryocotyle (Cestoda: Davaineidae) from shore birds. — Trans. Amer. micro. soc., 1949, vol. 68, N 2, s. 104—106.
Yamaguti S. Systema helminthum. Vol. 2. The cestodes of vertebrates. N.-Y. — Ld, Interscience Publ., 1959. 860 p.

Publ., 1959. 860 р. ЗИН АН СССР, Ленинград

Поступила 2.09.1987

ON THE SCOLEX STRUCTURE IN THE CESTODE NEMATOPARATAENIA SOUTHWELLI (CESTODA, CYCLOPHYLLIDEA)

A. K. Galkin

SUMMARY

The structure of scolex in the cestode *Nematoparataenia southwelli* from mute swan from the Kurish Spit of the Baltic Sea is described. The revision of the genus *Nematoparataenia* Maplestone, Southwell, 1922 has shown that the species *N. brabantiae* Cotteleer, Schyns, 1961 and *N. skrjabini* Mathevossian, Okorokov, 1959 should be considered synonyms of *N. southwelli*. Genetzinskaya's view (1944) is confirmed concerning the belonging of the genus to the group of davaineata cestodes (Cyclophyllidea, Davaineata).